Tome 79, fasc. 1, nº 13: 387-408 — Mars 1972

Besiedlungsgeschichte und Systematik der Astaciden West-Europas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz

von

Richard BOTT
Frankfurt am Main

Mit 4 Tafeln, 8 Textabbildungen und 2 Karten

Der Konservator am Muséum d'Histoire naturelle in Genf (Schweiz), Bernd Hauser, hat mich vor längerer Zeit gebeten, eine Revision der reichen Bestände an Flußkrebsen der Schweiz, die in diesem Museum aufbewahrt werden, durchzuführen. Ich komme diesem Wunsche hiermit nach. Die umfangreiche Sammlung (576 Exemplare aus 158 Fundorten) beruht in erster Linie auf der rührigen Sammeltätigkeit von J. Carl, der in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts unter Einschaltung von zahlreichen Privatsammlern und Fischerei-Institutionen alle Teile der Schweiz nach Flußkrebsen durchforschte. Auch in der Folgezeit wurde die Sammlung durch neue Funde ergänzt. Hierdurch ist gewährleistet, daß ein vollständiges Bild der Verbreitung vorliegt. Insbesondere ist mit Sicherheit anzunehmen, daß Flußkrebse in solchen Gebieten, aus denen keine Befunde nachgewiesen worden sind, auch tatsächlich nicht vorhanden sind, also der negative Befund nicht an mangelnder Sammeltätigkeit liegt. Es ist außerdem von Interesse, daß die beiden Arten, *Orconectes limosus* und *Astacus* (*Pontastacus*) *leptodactylus* (aus Amerika, bzw. Ost-Europa), die in anderen Teilen Europas in den letzten Jahren sehr zahlreich eingeschleppt worden sind und sich vielfach weit verbreitet haben, in der Schweiz fehlen. Dies bedeutet aber nicht unbedingt, daß dies in Zukunft so bleiben muß. Zur Ergänzung der Genfer Sammlung wurden neben den Beständen des Senckenbergmuseums (Frankfurt)

auch die des Naturhistorischen Museums in Wien durch das freundliche Entgegenkommen von G. Pretzmann herangezogen. Dadurch vermehren sich die untersuchten Stücke auf etwa 1000 aus ca. 200 Fundorten.

J. CARL war der erste, der sich eingehend mit den Flußkrebsen der Schweiz befaßte. Seine vorzüglichen Arbeiten (1917, 1920 und einige Manuskripte) bilden die Grundlage der vorliegenden Untersuchung. Sie beschränkt sich aber nicht nur auf eine zeitbedingte Ergänzung, sondern versucht auch den Fragen nach Entstehungszeit, Einwanderungsort und der Bedeutung von Eiszeitrefugien nachzugehen.

In der anschließenden systematischen Übersicht werden folgende Abkürzungen gebraucht:

MGe: Muséum d'Histoire naturelle de Genève. – – MW: Naturhistorisches Museum in Wien. – – SMF: Senckenbergmuseum Frankfurt am Main. – – Go/1: erster Gonopod. Go/2: zweiter Gonopod. – – Mxp/3 dritter Maxilliped.

Die Arten und Unterarten

1. Hinter den Augen jederseits zwei Postorbitalknoten, von denen der hintere zuweilen weniger deutlich ist. Große Tiere . . . . . *Astacus astacus*
– –. Hinter den Augen jederseits nur ein Postorbitalknoten, der zuweilen recht lang sein kann. Kleine Tiere . . . . . *Austropotamobius* 2
2. Hinter der Cervikalfurche keine Dorne. Index der Scheren gebogen von der Basis bis zur Spitze (Abb. 7), zuweilen nahe der Basis eine kurze gerade Kante. Rostralränder konkav oder gerade, divergierend. Rostraldorne klein. Ende von Go/1 symmetrisch. Basis von Go/2 ohne oder mit schwachem Talon. Panzer und Scheren grobknotig . . . . . *Austropotamobius* s. str. 3
– –. Hinter der Cervikalfurche mindestens ein, oft mehrere sehr spitze Dorne, sonst unbedornt. Index der Scherenfinger im basalen Drittel in Berührung mit dem Dactylus (Abb. 8), zuweilen konvex und dann in eine konkave Ausbuchtung des Dactylus passend. Nur die distalen 2/3 nach unten ausgebogen. Seitenränder des Rostrums konvex und divergierend. Ende von Go/1 symmetrisch oder unsymmetrisch. Basis von Go/2 stets mit nach hinten fußartig vorstehedem, meist spitzem und langem Talon, das das Basalgelenk zuweilen weit überragt. Panzer dünn, Scheren knotig . . . . . *Austropotamobius (Atlantoastacus)* 4
3. Go/2 mit ausgeprägtem Talon, das das Basalgelenk nur wenig überragt, stumpf . . *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius macedonicus*
– –. Go/2 ohne Talon *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius*
4. Rostraldorne lang und spitz, schräg nach oben gerichtet, Abstand zwischen Rostraldornenbasis und Spitze etwa 1/3 der Rostrumlänge .Hinter der Cervikalfurche 1-2 Seitendorne. Go/1 mit asymmetrischer Spitze (innerer Abschnitt überragt den äußeren) *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus*
– –. Rostraldorne kurz, zuweilen knötchenartig, Rostrumspitze kurz, nur etwa 1/5 der Rostrumlänge 5
5. Car mit meist weniger als 3 Seitendorne, Ende von Go/1 asymmetrisch, Rostrum sehr kurz, divergierend, Rostraldorne oft knötchenartig, zuweilen fehlend . . . . . *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri*

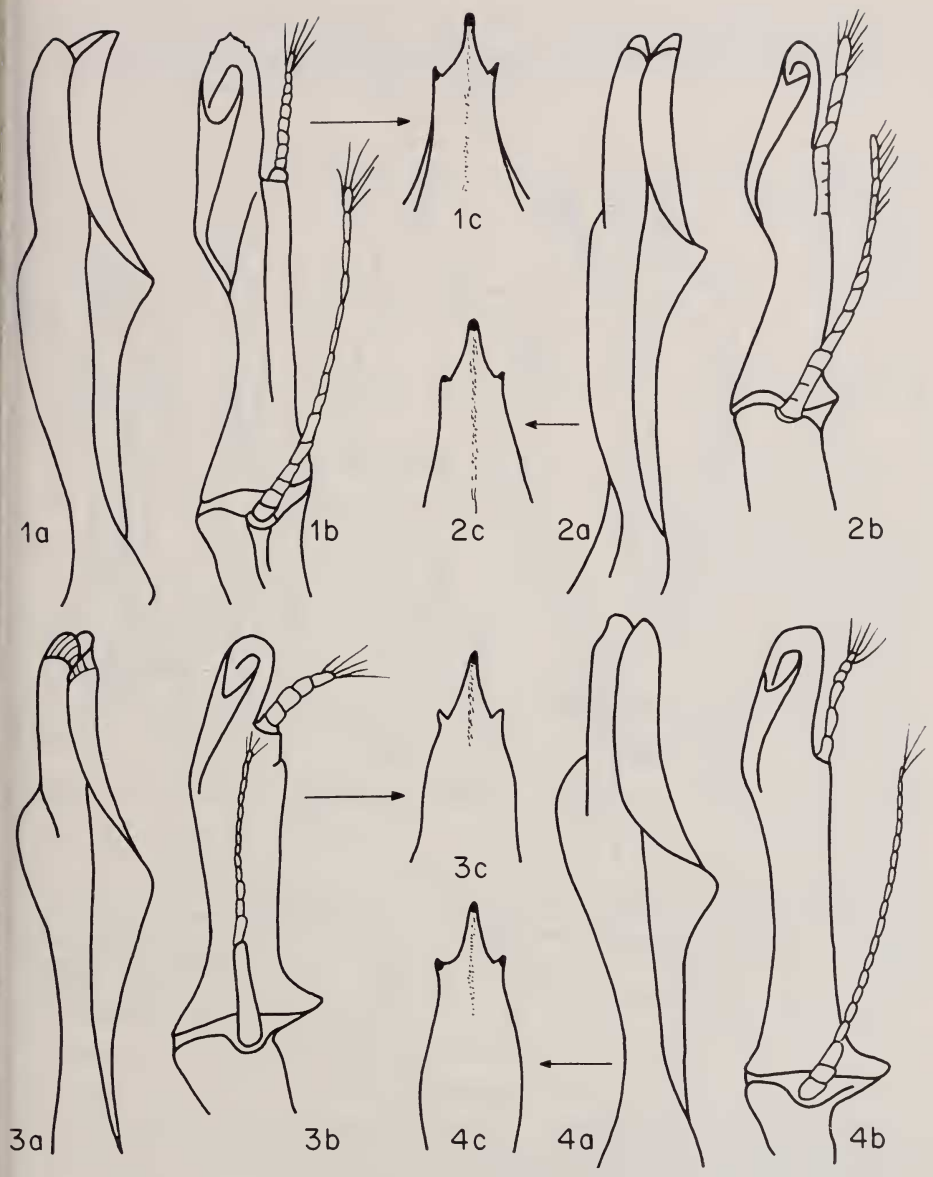


Abb. 1—4.

Erste und zweite Gonopoden, Rostrum.

1. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius*, Lorze bei Unterägeri.
2. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius macedonicus*, Griechenland, Wermion-Gebirge.
3. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*, Le Brassus.
4. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*, Graubünden.

– –. Car mit mehr als 2 Seitendorne, Go/1 mit symmetrischer Spitze, Rostrum kurz, Seitendorne deutlich, aber klein, Rostrumspitze etwa 1/5 der Rostrumlänge . . . . . *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*

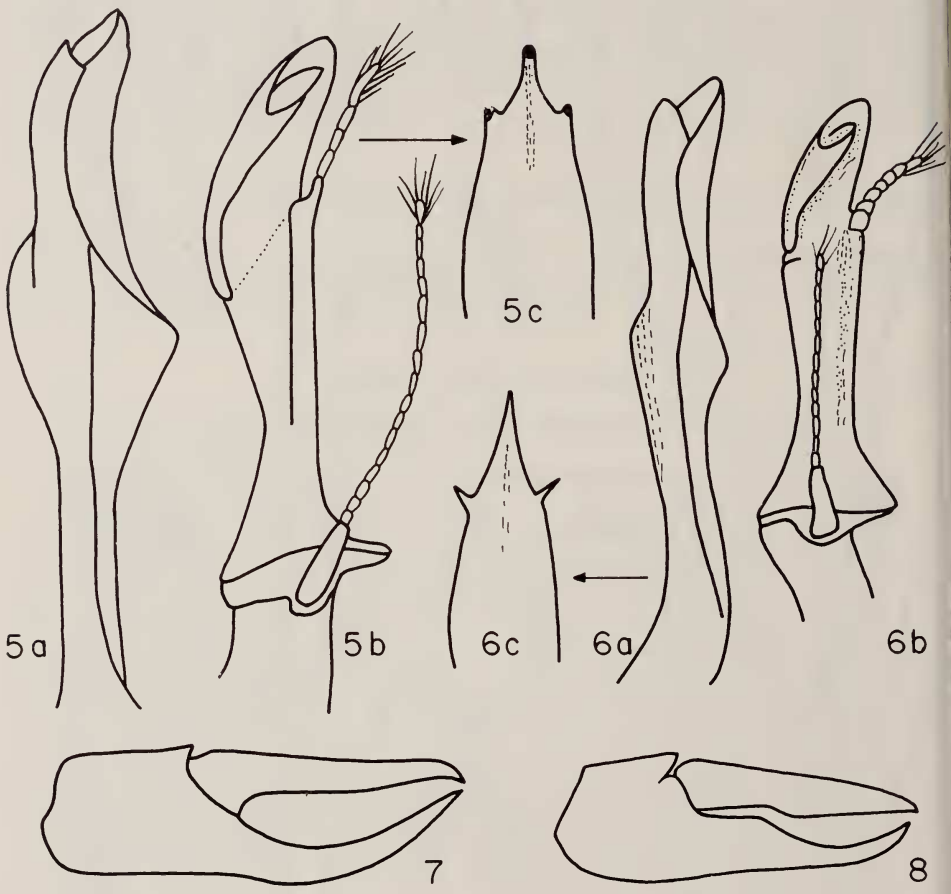


Abb. 5—8.

5. *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp. Maggia-Tal.
6. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus*, Origlio-See.
7. Schematische Scherenform von *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius*.
8. Schematische Scherenform von *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes*.

Die erwähnten Arten leben vornehmlich in Bächen und Flüssen. Funde in größeren Seen (Genfer See, Bodensee) beruhen auf Einschwemmungen aus nahe gelegenen Mündungen.

Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius (SCHRANK 1803)

Taf. I, Abb. 1, 7.

1803. *Cancer torrentium* SCHRANK, Fauna Boica 3: 247.
1950. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium torrentium.* – BOTT, Abh. senckenb. naturf. Ges. 483: 20, T.4 F.1, T.5 F.1-3, Abb. 13, 17. [Lit.].
1962. *Austropotamobius torrentium.* – KARAMAN, Crustaceana 3: 175 [part.: natio torrentium].
1962. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium torrentium.* – LAURENT et SUSCILLON, Ann. Station centr. Hydrobiol. appl. 9: 348.

Verbreitung: Nordost-Schweiz, Südwest-Deutschland, Nordwest-Österreich.
Fundorte in der Schweiz:

ST. GALLEN: Azenhozzerbach bei Häggenswil (4 ♂. MGe 1—4, Bösch-Koller 13.9.1917). – – Gegenbach bei Hudelmoos, Muolen (2 ♂ 7 ♀ MGe 13—21, Eigenmann). – – Lachen-Vonwil (7 ♂ 1 ♀ MGe 40—47, Bösch-Koller, 12.6.1917). – – Oberuzwil (6 ♂ MGe 94—99). – – Oberbüren, schnellfließender Zufluß des Glatt (2 ♂ 6 ♀ MGe 113—122, Kemper, 10.8.1917). – – Bach bei Niederhelfenswil (2 ♂ MGe 206—208, H. Kemper, 10.7.1971). – – Romanshorn, Bodensee, 25 m Tiefe (1 ♂ MGe 210, Zeller, 25.10.1920). – – desgl. (1 ♂ 1 ♀ MGe 232, 234, Schweizer, 2.11.18, 26.9.1917). – – Falltürlibach bei Arbon (2 ♂ 2 ♀ MGe 139—142, Surbeck). – – Hagerbach bei Häggenswil (2 ♂ 1 ♀ MGe 152—154, Bösch-Koller).

ZUG: Krebsbächli bei Baar (2 ♀ MGe 5, 6, J. Speck, 22.9.1917). – – Lorze, Aegeri-See, 500 m (5 ♂ MGe 7—11, J. Speck, 24.7.1916). – – Bächlein bei Oberrisch (5 ♂ 4 ♀ MGe 123—131, J. Speck, 11.9.1917). – – Lorze bei Unteraegeri am Aegerisee (4 ♂ 3 ♀ MGe 166—174, J. Speck, 11.9.1917). – – Aabach bei Böschenroth, südl. Oberrisch (3 ♀ MGe 175—177, J. Speck, 4.10.1917). – – Schwarzenbach bei Allenwinden, Baar (3 ♂ 2 ♀ MGe 181—183, 204—205, J. Speck, 21.6.1917). – – Sagenbach bei Rothkreuz (5 ♂ 1 ♀ MGe 224—229, J. Speck, 21.6.1917).

THURGAU: Bach bei Eschikofen, Nebenbach der Thur (3 ♂ MGe 30—32, M. Zeller, 25.6.1917). – – Birwinken und Leimbach, Nebenbach der Thur (6 ♂ 7 ♀ MGe 100—112, A. Zimmermann). – – Nebenbach des Geisslibaches bei Diessenhofen (3 ♂ MGe 155—157, A. Zimmermann). – – Gaisbergbächli, Thur (2 ♂ 2 ♀ MGe 158—161, P. Siegenthaler, 12.9.1917). – – Uttwil-Bach (4 ♀ MGe 162—165, W. Ammsohn, 25.7.1917). – – Nebenbach der Thur bei Bussnang, in den Amliko mündend (4 ♂ 9 ♀ MGe 191—203, H. Ruutz, 25.7.1917). – – Geislibach (1 ♂, MGe 211, 4.10.1917). – – Lauche bei Stettfurt (1 ♂, MGe 212, Wegelin, 1912). – – Geislibach bei Diesenhofen (1 ♂ 1 ♀ MGe 213—214, A. Zimmermann, 17.7.1916). – – Brühziler oder Niederbürenbach, Unterlauf (2 ♂, MGe 230, 231, P. Siegenthaler). – – Murg bei Frauenfeld (1 ♂ MGe 209, Wegelin, 12.7.1917).

AARGAU: Aabach, Ausfluß des Halzilsees, Seon (7 ♂ MGe 33—39, A. Wirz).

ZÜRICH: Reppisch, Birmenstorflandikon, Rosenberg (3 ♂ 4 ♀ MGe 22—29, Strohl). -- Schwarzenbach bei Buchenloo (7 ♂ 4 ♀, Strohl). -- Mühlenbach bei Richterswil (7 ♂ 7 ♀ MGe 80—93, Strohl, 9.10.1917). -- Affoltern a.A., Seitenbach des Sonnebaches (3 ♂ 2 ♀ MGe 143—146, Strohl, 3.6.1918). -- Krebsbach bei Oberrieden (3 ♂ 2 ♀ MGe 147—151, Strohl, 27.8.1917). -- Rapperswil am Züricher See (1 ♂ 2 ♀ MGe 178—180, G. RRuegg, 10.10.1971). -- Rapperswiler Stadtbach, Gewerbekanal, im Grüt (2 ♂ 2 ♀ MGe 235—238, C. Ruegg).

LUZERN: Meggen bei Luzern (4 ♂ 3 ♀ MGe 142—138, H. Bachmann, 26.5.1918). -- Sursee (1 ♀ MGe 233, Fellmann, 2.8.1917, Vergl. unter Aargau).

SCHWYZ: Seewen, Abfluß des Lauerzer Sees, Ibach (3 ♂ 4 ♀ MGe 184—190, K. Elsener. -- 1 ♂ MGe 576, V. Aellen, 28.6.1964).

SCHAFFHAUSEN: Biberbach, Wattgraben (3 ♀ MGe 68—70, F. Maerklin).

Fundorte außerhalb der Schweiz:

Abfluß des Ausees, Bad Ausee (viele ♂ und ♀ MW). -- Attersee (6 ♂ 10 ♀ MW). -- Steinbach am Attersee (sehr viele ♂ und ♀ MW). -- Wiener Markt (1 ♂ MW). -- Schwanegg, südöstlich Ausee (3 ♂ MW). -- Ailsbach, Behringsmühle, Oberfranken (8 ♂ SMF 1380). -- Niedernhausen, Taunus (12 ♂ 8 ♀ SMF 1381). -- Hornau bei Höchst, Vordertaunus (3 ♂ 4 ♀ SMF 1385). -- Rückersbach, Spessart (1 ♂ SMF 1383). -- Braubach, Rhein (1 ♂ SMF 1382). -- Sulzfeld in Baden (1 ♂ 1 ♀ SMF 1879).

Bemerkungen: Bei allen vorgenannten Exemplaren fehlt, soweit es ♂ sind' ein Talon. Hieraus ergibt sich ein zusammenhängendes Vorkommen der Art im südwestdeutschen und ostschweizer Raum. Übergänge sind nicht festzustellen. Nach LAURENT et SUSCILLON (1962) kommt die Art nicht in Frankreich und damit auch nicht im Elsaß vor. Es besteht also eine offensichtlich scharfe Grenze am Oberrhein, der Aare bis etwa Aarau und von hieraus längs des 8. Längengrades bis zu den Zentralapen. Ob die bisher bekannt gewordenen Vorkommen in Ost-Deutschland, West-Rußland, Polen, Tschechoslowakei auch hierher gehören, kann aus Mangel an Material nicht festgestellt werden. KARAMAN (1962) unterscheidet nicht zwischen *torrentius* s. str. und *torrentius macedonicus*, sodaß sich die von ihm angegebenen Funde im östlichen Bereich Europas auch *macedonicus* betreffen können.

Innerhalb der Schweiz sind zwei getrennte Gruppen von Fundorten festzustellen, eine nördliche, südlich des Bodensees, und eine südliche im Bereich der zentralschweizer Seen. Dazwischen fehlen Funde in einer breiten Zone. Wenn es sich herausstellen sollte, daß hier tatsächlich keine Krebse vorkommen, könnten

beide Krebsgebiete aus unterschiedlichen Eiszeitrefugien hergeleitet werden. Dann wäre eine entsprechende Rassenbildung nicht auszuschließen, wenn auch Anzeichen in morphologischer Hinsicht nicht festgestellt worden sind.

Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius macedonicus (Karaman 1929)

Abb. 2, 7.

1929. *Potamobius torrentium macedonicus* Karaman, Glasnik Zemalj Muz. 41: 149, Abb. 6.
1950. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium macedonicus.* – Bott, Abh. senckenberg. Ges. 483: 21, Abb. 9, 18.
1962. *Austropotamobius torrentium.* – Karaman, Crustaceana 3: 178, Abb. 29—33 [part.: natio danubicus + natio macedonicus].
1967. *Austropotamobius torrentium.* – Bacescu, Fauna Romania 4 (9): 209.

Verbreitung: Balkan (Griechenland, Rumänien, Jugoslawien, Albanien, außer Dalmatien, Ungarn, Bulgarien), Süd-Ost-Österreich; vermutlich auch Ostdeutschland, Tschechoslowakei, Polen, West-Rußland.

Fundorte innerhalb der Schweiz nicht bekannt.

Fundorte außerhalb der Schweiz:

Voslau südl.-Wien (1 ♂ MW). – – Cilli, Süd-Österreich (1 ♂ MW). – – Plattensee (1 ♂ MW). – – Zeltweg, Süd-Österreich (3 ♂ 1 ♀ MW). – – Hammersbach bei Ybbs, Österreich (2 ♂ 1 ♀ MW). – – Trebinje, Herzegowina bei Mostar (1 ♂ MW). – – Gießhübl, Schassersprung, bei ? Karlsbad (2 ♂ 5 juv.). – – Saloniki (4 ♂ MW). – – Trektani, Nord-Albanien (4 ♂ 3 ♀ MW). – – Voegrad, Bosnien (1 ♂ 1 ♀ MW). – – Rumänien, Banat, Susara, Nebenfluß der Nera (viele ♂ und ♀ SMF 4034, Baranescu). – – Macedonien, Han Abdipascha (1 ♂ SMF 1384). – – Griechenland, Wermiongebirge (5 ♂ 7 ♀ SMF 5832 Kinzelbach). – – Nicolatal bei Hudowa, ? Ungarn (1 ♀ SMF 1387). – – Tkalca jama, Rakov Skocjan, bei Postojna, Slowenien (1♂ MGe, V. Aellen u. P. Strinati, 27 9 1971).

Bemerkungen: Wenn man, wie üblich, unter einer Unterart eine Gruppe von Tieren versteht, deren Merkmale sich an den Grenzgebieten gegenüber der zugehörigen Art überlappen und allmählich von der einen Ausbildungsform in die andere übergehen, so ist der vorliegende Fall von *torrentius macedonicus* als ein Musterbeispiel hierfür anzusehen. Im Westen des Alpenvorlandes, also in der Schweiz, Süddeutschland und S-W-Deutschland fehlt ein ausgeprägtes Talon an der Basis des 2. Gonopoden (*torrentius* s. str.), südlich der Alpen ist es stets, wenn auch mit wechselnder Deutlichkeit, vorhanden (*torrentius macedonicus*). In dem verbindenen Verbreitungsgebiet sind Übergänge vorhanden, die oft als

Überlappungen in Erscheinung treten. Dies trifft auch für die übrigen, besonders von KARAMAN (1962) hervorgehobenen Merkmale zu, wie etwa die abnehmende Rauhigkeit des Cephalothorax, die Verkürzung der Rostraldorne, die Abnahme der Dornzahl am Innenrand des Merus des Mxp/3. Die von KARAMAN mit dem Namen natio danubicus bezeichnete Ausbildungsform betrifft in etwa den Übergang zwischen *torrentius* s. str. und *macedonicus*, wenigstens insoweit sie die sehr variablen Habitus-Merkmale betreffen. Die Grenze zwischen den beiden Talon-Formen liegt weiter nördlich, etwa am Kamm der Ost-Alpen, nördlich: *torrentius* s. str., südlich: *macedonicus*, mit Verbindung rund um den östlichen Alpenrand südöstlich von Wien. In dem ausgedehten Verbreitungsgebiet der Unterart sind noch zusätzliche Rassenbildungen als infrasubspezifische Erscheinungen, etwa in einzelnen, abgeschlossenen Flußsystemen, nicht ausgeschlossen. Um diese, aber meist nur statistisch erfaßbaren Besonderheiten nachzuweisen, sind sehr große Zahlen von Individuen aus einem sehr engmaschigen Netz von Aufsammlungen erforderlich, von deren Verwirklichung wir noch weit entfernt sind. Die bisher bekannte Anzahl von Fundorten und Individuenzahlen aus dem Donauraum reichen bei Weitem nicht aus.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes (LEREBOULLET 1858)

Taf. II, Abb. 3, 4, 8.

1858. *Astacus pallipes* LEREBOULLET, Mém. Soc. Sci. nat. 5: 7, T.2, T.3, Fig. 3, 3*a*—*d*.
1950. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*. – BOTT, Abh. senckenberg. naturf. Ges. 483: 21, T.4 F.2, T.5 F.4, T.6 F.1, Abb. 14, 19 [Lit.].
1962. *Austropotamobius pallipes pallipes*. – KARAMAN Crustaceana 3: 178.
1962. *Austropotamobius pallipes bispinosus*. KARAMAN Crustaceana 3: 180, Abb. 7, 11 [non *pallipes*: = *Cambaroides schrenckii* (KESSLER 1874)].
1963. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*. – LAURENT et SUSCILLON, Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 337, Abb. 3 (3), 4, 5, 6 (3), Karte 1.

Verbreitung: England, Frankreich, Westschweiz und Graubünden, Korsika, ?-S-Italien.

Fundorte in der Schweiz:

GENF: Stadtgebiet, Montchoisy (2 ♂ 1 ♀ MGe 265—267, Naville). – – Genf, La Seymaz-Bach bei Vandœuvres, unterhalb der Nervenklinik „Bel Air" (1 ♀ MGe 323, J. Carl). – – Genf, La Drize (2 ♂ 6 ♀ MGe 370—377). – – Genf, Eaux-Vives, Bébé-plage (1 ♀ MGe 391, Schweizer, 5.5.1968). – – Genf, Jetée des Eaux-Vives, 6 m Tiefe (1 ♂ MGe 569, R. Howald, 29.11.1970). – – La Belotte im Genfersee, 30 m tief (1 ♂ MGe 571, 24.11.1948). – – Im Genfer See, 70 m tief (1 ♂ MGe 573, 9.1949). – – Genfersee, Genève-plage, 30 m tief (1 ♂ MGe 574, 29.11.1949).

WAADT: Forel bei Lucens (1 ♀ MGe 248, P. Murisier, 9.8.1917). -- Bressonnaz bei Moudon, Moltaz-Kanal zum Broye (3 ♂ MGe 259—261, Murisier, 9.7.1917). -- La Sarraz, Nebenfluß des Nozon bei St.-Loup (2 ♂ 1 ♀ MGe 311—313, P. Murisier, 4.6.1917). -- L'Orbe, bei Le Brassus, 1050 m (17 ♂ 4 ♀ MGe 55—67, 324—331, P. Murisier, 17.—19.5.1917). -- Buchillon, Genfer See, 55 m tief (1 ♂ 385, R. de Lessert, 1920). -- Le Chenit, Joux-Tal, im Orbfluß, Chez-le-Maître, 1000 m (9 ♂ 8 ♀ MGe 392—408, P. Murizier, 21.5.1917). -- Lausanne, Botanischer Garten (3 juv. MGe 414—416, Murisier). -- Le Talent bei Echallens (juv. MGe 417—421, Murisier). -- Bief-Bach bei Morges (5 ♂ MGe 456—460, Morax). -- Buchillon, Genfer See, in einem Netz, 40 m tief, 200 m vom Ufer entfernt (1 juv. ♂ MGe 468, R. de Lessert, 16.12.1918). -- Vor Ouchy im Genfer See, Creux „La Finne", in einem Netz in 25—30 m Tiefe (1 ♂ MGe 476, Murisier, 14.11.1917). -- Rolle, im Genfer See, 40 m tief (2 ♂ MGe 332, 384, J. Beck, Herbst 1945). -- Nebenbach des Arnon (3 ♂ 2 ♀ MGe 422—426, Vouga). -- Chevalançons-Bach bei Champagne, Grandson (1 ♂ MGe 383, P. Murisier). -- Marais de Baulmes bei Yverdon (6 ♂ 1 ♀ MGe 477—483, P. Murisier, 16.5.1917).

NEUENBURG: Bei la Sagne, Bied-Bach (4 ♂ 3 ♀ MGe 314—320). -- Le Seyon, Val-de Ruz (8 ♂ MGe 378—382, 17.10.1917). -- Neuenburg, Hafen (1 ♂ MGe 491, V. Aellen, 1945). -- Noiraigue (1 ♂ 1 ♀ MGe 492—493, V. Aellen, 1951).

FREIBURG: La longivue bei Farvagny (1 ♂ MGe 268). -- Chavannes-les-Forts (1 ♂ MGe 289, M. Gallay). -- La-Sonnaz-Bach bei Lossy und La Corbaz, Richtung Schniffenen See (1 ♂ MGe 294, M. Bossy). -- Neyrigue-Fluss nahe bei der Einmündung vom Argile (2 ♂ MGe 295, 296, E. Savary).

BERN: Montagne de Diesse (13 ♂ 1 ♀ MGe 269—282, A. Mathey). -- Nods (2 ♂ 1 ♀ MGe 255—258, A. Mathey). -- Bach im Jura, von einem Wilddieb beschlagnahmt (16 ♂ MGe 353—368, J. Benguerel, 1.12.1917). -- L'Orvine, Orvin (2 ♂ 2 ♀ MGe 435—438, A. Mathey). -- La Suze, Renan (2 ♀ MGe 439, 469, G. de Morsier und Rosselet, 24.3.1918). -- Langeten-Bach bei Madiswill (3 ♂ MGe 386—388, H. Egger, 15.11.1917).

SOLOTHURN: Lützel am Büsserach (1 ♀ MGe 290, J. Bloch). -- Lützel bei Büsserach (1 ♀ MGe 430, A. Zuber, 3.6.1918). -- Brügglen, Mühlenbach, Bucheggberg, rasch fliessender Quellbach (1 ♂ 1 ♀ MGe 309, 310). -- Gretzenbach (2 ♂ MGe 349, 350, J. Bloch). -- Subingen (1 ♀ MGe 484, J. Bloch, 17.7.1917). -- Eichbach bei Schnottwil (1 ♂ MGe 526, J. Bloch, 10.5.1917).

LUZERN: Pfaffern-Bach bei Pfaffnau (2 ♀ MGe 321, 322, Fischer-Siegwart, 18.11.1917).

AARGAU: Mölin, Dorfbach (1 ♀ MGe 389, F. Böni).

BASEL-LAND: Liestal, Industriekanal (1 ♂ MGe 247, E. Handschin). – – Violenbach, Nebenbach der Ergolz bei Baselaugst münden (1 ♂ MGe 299). – – Liestal, Orisbach, Nebenbach der Ergolz (1 ♂ MGe 333, W. Schmassmann). – – Ergolz bei Lausen (1 ♂ MGe 390).

GRAUBÜNDEN: Schleuis, Bächlein aus einem Ried, in den Vorderrhein mündend (2 ♂ 1 ♀ MGe 244—246, C. Tarnuzzer, 7.5.1917). – – Fürstenau bei Sils i.D., Sumpfbächlein (2 ♂ 4 ♀ MGe 249—254, K. Heinz, 30.6.1917). – – Bonaduz, Dorfbach (2 ♂ 1 ♀ MGe 262—264, Degliacomi, 24.11.1917). – – Abfluss des Canova-Sees, Rodels, 786 m (2 ♂ 1 ♀ MGe 291—293, 8.5.1917). – – Castrisch (Isla) bei Ilanz (4 ♂ 1 ♀ MGe 297—298, 334—336, A. Weber und C. Lutz). – – Castrisch (Isla), Sumpfbach im Schleuiser Gebiet (4 ♂ 1 ♀ MGe 343—348, A. Weber und C. Lutz). – – Palis bei Disentis, rasch fliessendes Bächlein mit Forellen und mit Kiesgrund (2 ♂ 1 ♀ MGe 300—302, K. Hager). – – Luzein, Prättigau, Wiesenbach, 1000 m (1 ♂ 5 ♀ MGe 303—308, J. Klaas). – – Masein bei Thusis, Heinzenberg (4 ♂ 1 ♀ MGe 409—413, K. Heinz). – – Ilanz (3 ♂ MGe 427—429, Tarnuzzer, 7.5.1917). – – Strada, Ilanz, Senhauser-Gebiet (2 ♂ 3 ♀ MGe 461—465, A. Weber und C. Lutz). – – Zizers, Sumpfbach (6 juv. ♂, ♀, 470—475, A. Weis). – – Grüsch (Prättigau), Nebenbächlein des Tersier-Baches (1 ♂ 5 ♀ MGe 485—490, Tarnuzzer, 11.6.1917).

Außerhalb der Schweiz:

HAUTE-SAVOIE: Le Châble (3 ♂ 5 ♀ MGe 72—79). – – Cluses (2 ♂ 1 ♀ MGe 241—243 Leuba).

Bemerkungen: Die Verbreitung dieser Art in der Schweiz ist von besonderer Bedeutung. Im NW grenzt sie an den Siedlungsraum von *torrentius*, ohne daß bisher ein gemeinsames Vorkommen beider Arten in dem gleichen Gewässer bekannt geworden ist. Hier stoßen nicht nur zwei Arten, sondern die Vertreter zweier Untergattungen aneinander, von denen eine unterschiedliche Besiedlungsrichtung, von Westen und von Osten her, angenommen wird. Außerdem sind für *pallipes* zwei getrennte Gebiete erkennbar, die durch krebsfreie, wenn auch nicht besiedlungsfeindliche Räume getrennt sind. Das nordwestliche, größere Vorkommen steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der ausgedehnten Verbreitung in Frankreich, der südliche, in Graubünden, ist völlig isoliert. Wenn man die nordwestliche Verbreitung noch als Neubesiedlung nach der Eiszeit von Frankreich her erklären könnte, so ist dies in der Graubündener Insel nicht möglich. Hier muß eine Überdauerung in Glazialrefugien angenommen werden, wie sie für andere Tiergruppen, besonders Insekten, bereits herangezogen worden sind. Das Fehlen von Flußkrebsen im Rhonetal und Rheintal steht im Zusammenhang mit dem Fehlen von Refugien in diesen Gebieten. Die in beiden

Tälern in der Eiszeit einst vorhandenen, besonders mächtigen Gletscher haben alle voreiszeitlichen Reste von Lebewesen vernichtet, während in den anderen, heute von Flußkrebsen besiedelten Gebieten, Glazialrefugien nachgewiesen werden konnten. Dies gilt nicht nur für Graubünden, sondern auch für den Tessin und besonders für den Jura und Savoyen.

Es ist naheliegend zu vermuten, daß die isolierten Graubündner Tiere bereits morpholgische Besonderheiten hätten im Vergleich zu denen der Nordwest-Schweiz. Dies konnte aber mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden. Hieraus ist zu entnehmen, daß die Art schon vor der Eiszeit so gleichmäßig geprägt war, daß Sonderentwicklungen infolge von Isolierung, nicht ausgebildet worden sind. Dies ist insofern nicht verwunderlich, als auch LAURENT et SUSCILLON (1962) in ihren umfangreichen Untersuchungen für das weit ausgedehntere Gebiet von Frankreich keine Rassen haben feststellen können.

Dies schließt aber nicht aus, daß möglicherweise Unterschiede im physiologischen Verhalten bei der Fortpflanzung bestehen oder sich anbahnen, worüber aber keinerlei Untersuchungen bestehen. Vielleicht kann der Hinweis, daß die Tiere aus Graubünden meist nur einen, selten zwei Cervikaldorne haben, im Gegensatz zu meist mehr als zwei bei den Tieren aus dem Nordwesten der Schweiz, in dieser Richtung gesehen werden.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus (FAXON 1914)

Taf. III, Abb. 6.

1914. *Astacus pallipes italicus* FAXON, Mem. Mus. comp. Zool. 40 (8): 407, T.8 F.7.
1950. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus.* – BOTT, Abh. senckenberg. naturf. Ges. 483: 22, T.5 F.5, 6, T.6 F.2, Abb. 20 [Lit.].
1962. *Austropotamobius italicus italicus.* – KARAMAN, Crustaceana 3: 180, Abb. 1, 4, 5, 6, 8, 12—16, 18, 19, 21—26.
1962. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus.* – LAURENT et SUSCILLON, Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 343, Abb. 3/1, 6/1.

Verbreitung: Oberitalien, Dalmatien; (? Frankreich: Vaucluse).
Fundorte: Schweiz, Tessin, Origlio-See bei Lugano (3 ♂ 4 ♀ MGe 440—446).

Außerhalb der Schweiz:

Toscana (1 ♀ MW). – – Isonzo (5 ♂ 1 ♀ MW). – – Görz (3 ♀ MW). – – Triest (3 ♂ 2 ♀ MW). – – Dalmatien (2 ♂ 1 ♀ MW). – – Vrlika-Fluss (12 ♀ MW). – – Narenta (6 ♂ 3 ♀ MW). – – Vrana-See (3 ♂ 2 ♀ MW). – – Veglia (2 ♂ 2 ♀ MW).

Bemerkungen: Hiermit wird zum ersten Mal *italicus* für die Schweiz nachgewiesen. Die vorliegenden Stücke tragen die kennzeichnenden Merkmale mit auffälliger Gleichmäßigkeit, ohne daß irgendwelche Variationen festzustellen sind.

Der Fundort liegt innerhalb des Areals von *berndhauseri*, Übergänge sind weder von der einen noch der anderen Seite vorhanden, sodaß hier nicht von subspezifischem Charakter gesprochen werden kann. Verfolgt man jedoch die Vorkommen von *italicus* nach Süden, sei dies auf der Apenninenhalbinsel bis nach Calabrien oder längs der dalmatinischen Küste, so treten die für *italicus* ausschlaggebenden Merkmale immer mehr zurück und machen denen von *pallipes* Platz. Dies trifft nicht nur für den Habitus, etwa die Form des Rostrums und dessen Bestachelung, zu, sondern auch für das Ende des ersten Gonopoden. Es verliert seine Asymmetrie, die durch Symmetrie ersetzt wird, dem wesentlichen Merkmale von *pallipes* s. str. Hier ist also subspezifischer Charakter unverkennbar. Wenn man weiterhin berücksichtigt, daß auf Korsika nur *pallipes* nachgewiesen worden ist, und dieses Vorkommen in den Seealpen seine Fortsetzung findet, so unterstützen diese Tatsachen, *italicus* als Unterart von *pallipes* aufzufassen. Übrigens haben kürzlich LAURENT und SUSCILLON am Südrande des französischen Verbreitungsgebietes von *pallipes*, in der Nähe von Avignon in einem beschränkten Raum von Vaucluse Tiere gefunden, die teilweise in der Ausbildung des Rostrums Ähnlichkeiten mit *italicus* aus Oberitalien aufweisen, aber wieder in andereren Merkmalen oder an anderen Stücken mit *pallipes* aus der Umgebung der Fundorte übereinstimmen. Diese, als „forma italicus" zu bezeichnenden, Exemplare, lassen ebenfalls den subspezifischen Charakter von *italicus* erkennen. Es sind also bis jetzt keinerlei Fakten bekannt geworden, *italicus* als eigene Art auffassen zu müssen, wie KARAMAN (1962) meint.

KARAMAN hat 1962 eine neue Unterart, *Austropotamobius* (?) *italicus carsicus*, aus Gewässern der Herzegowina, die nahe der Meeresküste entspringen, beschrieben. Die Kennzeichnung ist sehr kurz, besteht im Wesentlichen nur auf dem Hinweis, daß der Cephalothorax sehr breit ist, was aber möglicherweise auf den starken Kalkgehalt der Wohngewässer beruhen könnte, da ähnlicher Habitus auch bei Tieren aus dem Schweizer Jura bekannt ist. Wenn auch in diesem speziellen und abgeschlossenen Lebensraum durchaus Sonderformen möglich sind, so ist im vorliegenden Falle aber eine exakte Beurteilung nicht möglich, weil Angaben über einen genauen Locus typicus, die Festlegung eines Holotypus und dessen Aufbewahrungsort fehlen. Im Wiener Museum konnte ich zwar Stücke einsehen, die diesen Namen tragen und sogar als Paratypen bezeichnet sind, eine Festlegung, die unrichtig ist, da in der Originalbeschreibung keinerlei Materialangaben gemacht worden sind. Es wäre durchaus denkbar, daß es sich um einen Restbestand einer alten Besiedlung handelt, der in den Höhlengewässern überdauert hat oder von höher gelegenen Arealen durch diese Höhlen herabgekommen ist. Hierfür reicht aber weder die Kennzeichnung noch das verfügbare Material aus. Die Unterart erinnert übrigens im Habitus viel mehr an *pallipes* als an *italicus*.

Die aus Zentral-Spanien bekannt gewordene Unterart, *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes lusitanicus* (MATEUS, 1934) ist von *italicus* s. str. kaum zu trennen. Erst eingehende Untersuchungen von spanischem und portugisischem Material kann diese Frage klären, da offenbar in Ostspanien noch *pallipes* s. str. zu vermuten ist. Es wäre von besonderem Interesse, wenn man feststellen könnte, ob hier auch getrennte Verbreitungsareale oder Übergänge vorhanden sind. Die Untersuchungen von ALVAREZ (1968) reichen hierfür noch nicht aus.

Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri n. sp.

Taf. IV, Abb. 5.

Diagnose: Go/1 mit asymmetrischer Spitze, Rostrumspitze kurz, mit winzigen, oft nur knötchenartigen Seitendornen, Ränder nach hinten deutlich divergierend. Meist nur ein oder 2 Dorne hinter der Cervikalfurche. Merus von Mxp/3 auf den ganzen Innenkante bedornt (5—8), der erste Dorn vielfach größer als die übrigen.

Beschreibung: Car rauh und glänzend mit sehr tiefer und vollständiger Cervikalfurche, hinter der sich 1—2 spitze Dorne befinden. Nur eine langgestrecke Postorbitalleiste, deren hinterer Abschluß etwas angeschwollen ist. Rostrum nach hinten divergierend mit kurzer Spitze (etwa 1/5 der Rostrumlänge) und kurzen, oft nur knötchenartigen Seitendronen. Scheren kräftig mit rauher Oberfläche, Scherenfinger schlank, Index basal hoch und mit dem Dactylus in kontakt, die distalen 2/3 des Index nach unten ausgebogen, den Dactylus nicht berührend, hier beide Finger klaffend. Epistom mit zwei getrennten Dornen hinter der grünen Drüse. Merus von Mxp/3 an der ganzen Innenkante bedornt, aber mit bedeutend größerem Anfangsdorn (etwa 4—6 Dorne). Die gegenüberstehenden, löffelförmigen Enden von Go/1 ungleich lang, das innere deutlich überragend, Längskante kammartig. Go/2 mit relativ kurzem tütenförmigen Endabschnitt am Endopoditen, Innenfläche weichhäutig, häufig mit angedeutetem Quergelenk. Palpus etwa 5-gliedrig, das Ende des Endopoditen nicht überragend, Exopodit schlank, vielgliedrig, die basalen Glieder zu einem einheitlichen, etwas verdicktem, schlank-flaschenförmigen Stück verwachsen. Der Exopodit reicht bis zur Basis des Palpus. An der Basis des Endopoditen ein deutliches, nach hinten gerichtetes, menschenfußähnliches Talon, das die Ansatzfläche des vorletzten Gliedes etwa um die gleiche Breite überragt. Rostrum mit kurzem Mittelkamm.

Maße: Länge 93 mm, größte Breite 27 mm, Länge des Rostrums 14 mm, Spitze 2,5 mm, größte Breite 6 mm (Holotypus).

Locus typicus: Schweiz: Tessin; Maggia-Tal, Roggio di Gordovio.

Verbreitung: Schweiz, Tessin und Süd-Graubünden.

Material: Tessin, Roggio di Gordevio, Maggia-Tal, 400 m (1 ♂ Holotypus MGe 283, 4 ♂ 1 ♀ Paratypoide MGe 284—288, A. Giugni-Polonia, 2 ♂ Paratypoide, SMF 5848, H. Schröder). -- Tessin, Balladrume, Mühlbach zwischen Arcegno und Ronco sopra Ascona, 400 m (4 ♂ Paratypoide, MGe 431—434, A. Giugni-Polonia, 1917). -- Tessin, Chiasso, Faloppia-Bach, 240 m (1 ♀ Paratypoid, MGe 575, C. Besuchet, 2.6.1969). -- Tessin, Bosco über Cugnasco, Cescota-Bach, 3000 m (2 ♂ Paratypoide MGe 239—240, A. Giugni-Polonia, 1917). -- Graubünden, Zillis, Sumpfbächlein der Mühle (7 ♂ 8 ♀ Paratypoide MGe 338—342, MGe 351, C. Tarnuzzer, 7.5.1917; MGe 447—455, K. Heinz, 27.6.1917).

Bemerkungen: Die hier beschriebenen Tiere werden als eine eigene Art aufgefaßt, weil keinerlei Übergänge, weder zu den nördlichen (*pallipes*) noch zu den südlichen Vorkommen (*italicus*) bestehen. Sie bewohnt heute ein deutlich umschriebenes Areal. Wenn auch die Nordgrenze über das Gebirgsmassiv der Adula-Alpen hinausreicht und die Art auch im Gebiet des Hinterrheins vorkommt, so ist dies auf ein relativ junges Anzapfen des einst nach Süden oder Osten entwässernden oberen Hinterrheins zurückzuführen. Die Ausbreitungsgrenze nach Süden wird in den Süd-Tessiner Refugien vermutet. Siehe auch die Bemerkungen unter *italicus*.

Die Art wurde nach dem Konservator des Naturhistorischen Museums in Genf, Bernd Hauser, benannt, dem ich die technischen Voraussetzungen für die vorliegende Untersuchung verdanke. Insbesondere hat er keine Mühe gescheut, die mit der Hand geschriebenen Fundorte genau zu lokalisieren.

Astacus (Astacus) astacus (Linnaeus 1758)

1758. *Cancer astacus* Linnaeus, Systema naturae, 10. Aufl. 1: 631.
1950. *Astacus (Astacus) astacus.* – Bott, Abh. senckenb. naturf. Ges. 483: 7, T.1 F.1, 4, T.3 F.1—4, Abb. 4, 8, 9 [Lit.].
1962. *Astacus (Astacus) astacus.* – Karaman, Crustaceana 3: 183, Abb. 46, 47, 50—52, 54—56, 58.
1962. *Astacus (Astacus) astacus.* – Laurent et Suscillon, Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 338.
1963. *Astacus (Astacus) astacus astacus.* – Karaman, Hydrobiologia 22: 114, T.1 F.2.
1967. *Astacus astacus.* – Bacescu, Fauna romania, Crust., 4 (9): 188, Abb. 93, 94A.

Fundorte in der Schweiz:

Schwarzenbach bei Rafz, Zürich (1 ♂, MGe 496, Strahl, 23.12.1917). -- Fischbach bei Kefikon, Gachnang, Thurgau (1 ♀ MGe 497, H. Wegelin, 12.7.1917). -- Genfer See, bei Chambésy (1 ♀ MGe 498, G. Cuénod, 2.9.1938). -- Rickenbach und Ellikerbach, Winterthur (4 ♂ 2 ♀ MGe 499—501, 524, 535, 536, Strohl). -- Soppensee, Buttisholz, Luzern (1 ♂ MGe 502, Fehlmann). -- Wil, St.-Gallen, Stadtweiher (1 ♂ 3 ♀ MGe 503—507, Rauchle, 29.11.1917). --

Seelisberger See, Uri (12 ♂ 4 ♀ MGe 508—514, 543—546, 547—551, B. Huber). – – Wahlenbach zwischen Allmendingen und Wahlen, Thun, Berner Oberland (1 ♂ 2 ♀ MGe 517—519, A. Hadorn). – – Altwasser des Rheins, St.-Gallen (4 ♂ MGe 520—523, Juni 1906). – – Suhr zwischen Sursee und Sempachersee, Luzern (1 ♂ MGe 525, Fehlmann). – – Mauensee, Luzern (2 ♂ 1 ♀ MGe 527—529, Fehlmann). – – Suhr bei Schöftland, Aargau (3 ♂ MGe 530, 534, 537, Fehlmann). – – L'Hermance, Genf (1 juv. MGe 531, A. Roch). – – See von Brêt bei Lausanne (1 ♂ 1 ♀ MGe 532, 533, M. Blanc). – – Suhr bei Ober-Entfelden, Aargau (3 ♂ 1 ♀ MGe 539—542, O.-E. Fischer). – – Pfaffnern bei Pfaffnau, Luzern (4 ♂ 3 ♀ MGe 552—555, 564—566, Haeflinger). – – Rhein bei Rheinfelden, Aargau (1 ♂ MGe 556, R. Odier). – – Wiler See Menzingen, Zug (3 ♂ 3 ♀ MGe 558—563, J. Speck). – – Winterthur (1 ♂ MGe 567, Strohl). – – La Braille, Versoix, Genf (1 ♀ MGe 570, Géroudet, 17.2.1956). – – Baermoosweiher, Zofingen, Aargau (1 ♂ MGe 557, Haeflinger, 11.1917).

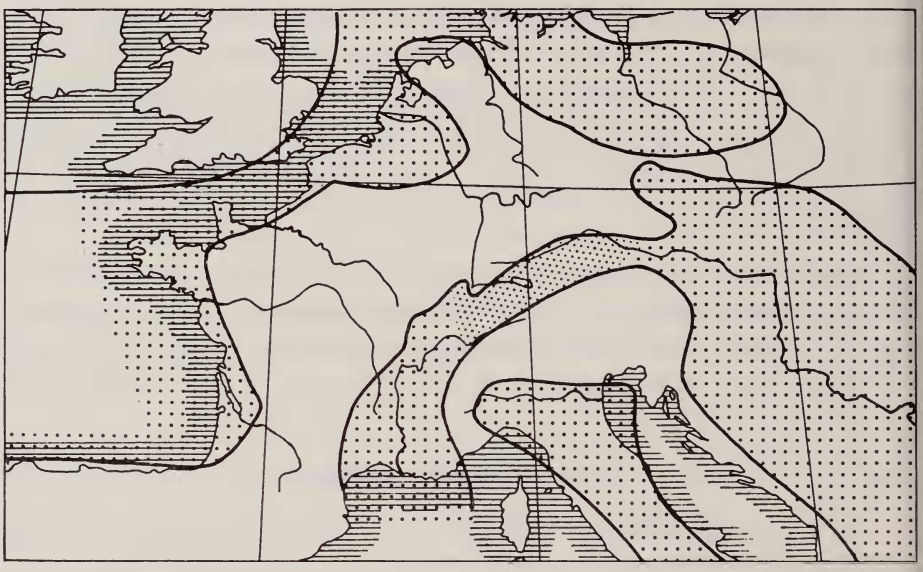
Bemerkungen: Die Fundorte von *Astacus astacus* sind in der Nord-Schweiz nur zwischen dem Bodensee und dem Genfersee gelegen und hier unregelmäßig verteilt. Es handelt sich hierbei nicht um ein ursprüngliches Vorkommen, sondern um beabsichtigtes Einsetzen durch den Menschen aus kulinarischen Gründen.

Tiergeographische Folgerungen

Die Flußkrebse stammen unbestritten von eierlegenden marinen Vorfahren ab, bei denen die früh ausschlüpfenden Larven ein langes planktonisches Leben führten. Die Jugendformen konnten dabei über weite Strecken, vornehmlich passiv, verfrachtet werden. Ein ungehinderter Genfluß, begünstigt durch das Fehlen von Ausbreitungsschranken und eine weitgehend einheitliche Umwelt führten zu einer entsprechend gleichartigen Ausgangsform, die letzlich für die weite Verbreitung auch der heutigen Flußkrebsgattungen und Arten verantwortlich ist. Als Beispiel sei auf die weiträumige Verbreitung von *Atlantoastacus* mit der Hauptart *pallipes* von England über Frankreich und Spanien bis weit in den Mittelmeerraum hinein, oder auf *Austropotamobius* mit *torrentium* vom Rhein bis nach West-Rußland und den Balkan hingewiesen.

Der Übergang ins Südwasser erforderte allerdings besondere Praeadaptionen. Während im äußeren Habitus keine umweltsbedingten Unterschiede zu entdecken sind, kommt aber der Fähigkeit, unterschiedlichen Salzgehalt weitgehend ertragen zu können eine ausschlaggebende Bedeutung zu. Hiermit steht weiterhin der Schutz der besonders empfindlichen Jugendformen gegen wechselnde osmotische Einflüsse in engem Zusammenhang. Die Ausbildung einer Brutpflege und die Verlegung der Embryonalentwicklung in die schützende Eischale ist deshalb von besonderer Wichtigkeit. Der Untergrund des ehemaligen, marinen Lebensraumes

dürfte weitgehend mit dem des Süßwassers übereingestimmt haben. Eine flache geneigte Sand-oder Geröllküste, in Zusammenhang mit Meersregressionen, wobei im Laufe der Zeit Landflächen neu entstanden und gleichzeitig der litorale Lebensraum eingeengt wurde, mag das Verbleiben mariner Vorfahren in Flußmündungen begünstigt haben, wobei es anfangs vermutlich weniger um ein aktives Einwandern als um ein mehr oder weniger passives Zurückbleiben gehandelt hat. Hieraus ergibt



KARTE 1.

Die Verteilung von Land und Meer im oberen Miozän (nach BUBNOFF, aus HUNGER, 1970). Grobpunktiert: Meere, fein punktiert: die brackischen und limnischen Bildungen im Bereich des heutigen Alpenvorlandes, weiß: Festland. Schraffiert: die heutige Meeresküste.

sich weiterhin, daß Meerestransgressionen wegen der dabei oft stürmisch vordringenden See und der damit verbundenen Einschränkung des Landes nicht in Frage kommen können. Möglicherweise haben bereits in jener Zeit die unterschiedlichen Untergrundarten am Meeresstrand, Sand oder Geröll, bei der Prägung der beiden rezenten Süßwasserformen, *pallipes* und *torrentius*, die heute je nach Artzugehörigkeit einen dieser Biotope ihrer Wohngewässer bevorzugen, mitgewirkt.

Als Einwanderungszeit kommt das Tertiär in Frage. Die wenigen bekannten Fossilfunde (BOTT, 1950: 28) stammen aus dieser Zeitspanne. Die paläogographischen Voraussetzungen können etwa wie folgt zusammengefaßt werden. Nach dem Rückzug der umfangreichen Transgressionen am Ende der oberen Kreide entstand eine mitteleuropäische Festlandszone, die von Nord- und Ost-Europa bis nach Spanien reichte und zeitweise auch England umfaßte.

Hierin sind die Anfänge des derzeitigen europäischen Festlandes, neben der heutigen Nord-Ostsee einerseits und des Mittelmeerraums andrerseits zu erkennen. Über die breite andalusische Ebene in Spanien standen beide Meere in Verbindung, während Nord-Afrika noch lange vom Meere bedeckt war. Dies erklärt auch das Fehlen von Flußkrebsen in Nord-Afrika. Auf diesem Lande mit geringen Höhenunterschieden begannen bereits die Alpen sich herauszuheben, behielten aber noch lange Mittelgebirgscharakter und ragten vielleicht als eine Art Halbinsel aus dem umgebenden Flachmeer heraus. Ein breiter Meeresarm, aus der Gegend der Rhone-Mündung kommend, reichte nördlich der Uralpen, im Gebiet des heutigen Alpenvorlandes, weit nach Osten, in die Vorebene der Karpathen und anschließend einerseits mit einer breiten Bucht nach Böhmen, andrerseits über Ungarn, Rumänien bis in die Gegend des Asowschen Meeres und des Aral-Sees. Diesem umfangreichen Flachmeer entsprach ein südlicher, zweiter Meeresarm, ebenfalls vom unteren Rhonetal ausgehend. Er zog sich südlich der Uralpen an den im Werden begriffenen dinarischen Gebirgen vorbei, entlang der albanischen Küste zu den ionischen Inseln, nach Kreta und Süd-Anatolien. Das erstere, südöstliche oder pontische Flachmeer ist als Entstehungsraum der *Astacus*-Arten, das letztere, westliche und südliche als das der *Austropotamobius*-Arten aufzufassen. Für die Gattung *Austropotamobius* war offenbar der Meeresarm nördlich der Uralpen, also dem heutigen Alpenvorland von besonderer Bedeutung. Denn etwa vom mittleren Tertiär an begann das hier befindliche Flachmeer allmählich zu verlanden und wurde schließlich unterbrochen, woraus sich ein weitaus größerer östlicher und ein westlicher Teil ergab. Dadurch wurden die im Osten verbliebenen *Austropotamobius*-Vorfahren von den westlichen getrennt. Die östlichen entwickelten sich in Richtung *torrentium*, die westlichen auf *pallipes* hin. Die scharfe Grenzlinie zwischen beiden Arten, die wir heute unterschiedlichen Untergattung zuteilen, *Austropotamobius* s. str. und *Austropotamobius (Atlantoastacus)*, ist noch heute erkennbar. Sie führt vom Rheintal im Norden um Basel östlich herum etwa zur Aaremündung, diesem entlang, um ungefähr dem 8. Längengrad folgend und am Fuße der Hochalpen nach Osten zum Bodensee zurück. Jenseits des Hochalpenzuges beginnt sie wieder ungefähr südlich der Julischen Alpen und schmiegt sich längs des Höhenrückens der dinarischen Gebirge etwas inseits der Adriaküste an. Westlich dieser Linie ist heute *Atlantoastacus*, östlich *Austropotamobius* s. str. zu Hause. Es ist weiterhin anzunehmen, daß schon vor dem Pleistozän ganz Europa von *Austropotamobius*-Arten bewohnt gewesen ist, und zwar in den gleichen Besiedlungsareal, die heute von *Atlantoastacus*, bzw *Austropotamobius* s. str. besetzt sind. Gerade an der Adria-Grenzlinie kann deutlich gemacht werden, daß *Atlantoastacus* von Westen her, *Austropotamobius* s. str. von Osten her gekommen ist. In einzelnen Fällen (Karaman, 1929) kommen *pallipes*, bzw. *italicus* und *torrentius macedonicus* gemeinsam in zu Adria entwässernden Flüssen vor, was entweder durch spätere Anzapfungen oder auch Karsthöhlen-

verbindungen herrührt. Es kann also heute nicht mehr die Auffassung vertreten werden, daß *torrentius* und *pallipes* auf zeitlich aufeinander folgende Besiedlungsschübe in ein und demselben Raum zurückzuführen seien. Hierfür fehlen die erforderlichen Fakten, etwa Restvorkommen der einen Art im Bereich der anderen und umgekehrt. Außerdem müßte unterstellt werden, daß einst in Europa eine einzige Entwässerungsrichtung von England bis nach Osteuropa bestanden hätte, da sich ja Flußkrebse nur innerhalb von Flußsystemen ausbreiten können und nicht außerhalb ! Geologische und paläographische Untersuchungen weisen jedoch darauf hin, daß zwei großräumige Entwässerungsrichtungen anzunehmen sind, eine in Richtung Westen, die andere nach Südosten. Mitten in Europa lag die Wasserscheide, die die Ausbreitungsareale von *Atlantoastacus* und *Austropotamobius* trennte.

Die Verbreitung der Flußkrebse in der Schweiz

Die rezente Verbreitung der Flußkrebse in der Schweiz (und im übrigen Alpenraum, vermutlich auch in anderen Hochgebirgen Europas) ist nicht allein auf praeglaziale Ursachen zurückzuführen. Die Auffassung, daß die pleistozäne Vereisung aus einem zusammenhängen, einheitlichen Eiskuchen bestand, der innlandeisähnliche Züge trug und hierdurch alles Leben zwangsläufig vernichten mußte, läßt sich nicht mehr vertreten. Die heutige Besiedlung der Schweiz etwa allein auf Neueinwanderungen von den Rändern her zu erklären, wird der Tatsache von inneralpinen, inselartigen Restvorkommen, die keinerlei Beziehungen zu den Alpenrändern haben, nicht gerecht. Dies trifft im vorliegenden Falle besonders auf die *pallipes*-Vorkommen in Graubünden und die von *berndhauseri* zu. Besonders die ersteren haben keine Beziehungen zu dem zusammenhängenden Areal von *pallipes* in der Südwest-Schweiz, da im oberen Rhonetal Flußkrebse völlig fehlen. Auch im Rheintal zwischen Bodensee und etwa Bad Ragaz ist das Gleiche zu beobachten.

Neuere Untersuchungen von Geologen, Geographen, Zoologen und Botanikern (Klebelsberg, 1949; Gams, 1936, 1938; Frei, 1912; Merxmüller, 1952; Janetschek, 1956 u. a.) haben ergeben, daß es auch während der Eiszeit eis- und schneefreie Gebiete gegeben hat, die mindestens im Sommer Temperaturen über dem Gefrierpunkt hatten. Mortensen (1952) nimmt sogar an, daß die pleistozäne Abkühlung nur die unteren Luftschichten betroffen habe und etwa ab 2500 m von wesentlich wärmerer Luft überlagert gewesen sei. Es kann infolgedessen als sicher gelten, daß es innerhalb der Vereisung Stellen gegeben haben muß, die gewissen Tierformen das Überdauern der Kaltzeit ermöglichte. Diese Refugien waren von unterschiedlicher Größe und in den Südalpen häufiger und wohl auch ausgedehnter als im Norden, wenn sie auch hier keinesfalls fehlten. Diesen Refugien, die man vielleicht an den Spornen zwischen zwei Gletschern oder auch in Kalkhöhlen zu

suchen hat, standen andere Räume gegenüber, wie etwa die zentralen Hochalpen, das erwähnte Rhone- oder Rheintal, die von derartig mächtigen Eismassen erfüllt waren, daß an ein Überleben von Tieren oder Pflanzen nicht gedacht werden konnte. Von hier sind auch keine Refugien bekannt geworden und damit müssen auch Flußkrebse fehlen.

KARTE 2.

Die Verbreitung der *Austropotamobius*-Arten in der Schweiz:
○ = *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius.*
● = *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes.*
■ = *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri.*
▲ = *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus.*
A–G = Eiszeitrefugien-Systeme, die für die Überdauerung von Flußkrebsen in Frage kommen. A: Thurgauer Refugien, B: Zentralschweizer Refugien; C: Freiburger Refugien; D: Waadter Refugien; E: Savoyer Refugien; F: Graubündener Refugien; G: Tessiner Refugien.

JANETSCHEK (1952) unterscheidet mehrere Arten von Refugiensystemen, von denen aber nur diejenigen für Flußkrebse in Frage kommen, deren Größe ausreicht, um perennierenden Bächen oder kleinen Seen ein Überdauern der Eiszeit zu gewährleisten. Gletscherbäche oder Stauseen kommen nicht allein in Frage. Solche ausgedehnteren Refugien finden sich besonders im Tessin und Graubünden; sehr zahlreich sind sie auch in den Kalken des Jura, wo sie vielfach als Höhlen ausgebildet sind. Offensichtlich waren sie im Nordosten der Schweiz in getrennten Bereichen vorgekommen, einem nahe dem Bodensee, der andere rund

um die großen Seen; denn hier kommt *torrentius* heute in entsprechenden Bezirken vor, die offensichtlich keine Beziehungen zu einander haben. Das Hauptvorkommen von *pallipes* gründet sich auf die ausgedehnten Refugienbezirke innerhalb und am Rande des Jura und im Freiburger Raum, von Basel bis zum Genfer See. Südlich des Genfer Sees schließen sich die Savoyer Refugien an, die bis in die Seealpen hinunter reichen. Das Vorkommen von *pallipes* in Graubünden beruht auf einem abgeschlossenen Refugien-Gebiet, das heute keinen Zusammenhang mit dem südwestlichen hat, da das Rhonetal refugienfrei ist. Die neue Art *berndhauseri* gründet sich ebenfalls auf ein eigenständiges Refugienvorkommen im Tessin, und schließlich ist *italicus* auf die Randrefugien der nördlichen Lombardei zurückzuführen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch *torrentius* in den Ostalpen mit entsprechenden Refugien in Zusammenhang gebracht werden kann, was aber im Rahmen dieser Untersuchung nicht im Einzelnen betrachtet werden soll.

Die offensichtliche Ortskonstanz der rezenten Populationen von *pallipes* und *torrentius* dürfte eine Erklärung dafür sein, daß krebsfreie Gebiete nicht in jüngster Zeit neu besiedelt worden sind. Nur so läßt sich das auffällige Fehlen von *Astacus*-Beständen etwa im oberen Rhonetal oder gar dem Rheintal zwischen Bodensee und Bad Ragaz verstehen, da gerade im letzteren keine Ausbreitungsschranken, mindestens zur Zeit, erkennbar sind.

Zusammenfassung

Die Flußkrebse West-Europas gehen auf marine Vorfahren (Basisgruppen) zurück, die in den Tertiärmeeren westlich und südlich des damaligen europäischen Kontinents zu vermuten sind. Entsprechend sind die Vorfahren der Astaciden Ost-Europas in den etwa gleichzeitigen pontischen Flachmeeren zu suchen. Schon vor der Entstehung des Alpenzuges waren in dem damals noch niedrigen Landgebiet West-Europas die Vorfahren zweier Flußkrebs-Arten in getrennten Arealen vorhanden, auf die die beiden rezenten Arten *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius* und *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes* zurückgehen. Nur ein Teil dieser Bestände wurden in Zusammenhang mit der pleistozänen Vereisung vernichtet. Andere überdauerten die Glazialzeit in geeigneten Refugien und bildeten die Grundlage für die heutige Besiedlung dieses Hochgebirges. Dort konnte auch eine neue Art, *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp. aus dem Tessin festgestellt werden. Die Bestände des Edelkrebses, *Astacus astacus*, in der Schweiz sind auf eine spätere Einführung durch den Menschen zurückzuführen.

Résumé

Les écrevisses d'eau douce d'Europe occidentale ont des ancêtres marins que l'on suppose avoir habité les mers tertiaires à l'ouest et au sud du continent européen d'alors. Il faut de même rechercher les ancêtres des Astacidés d'Europe orientale dans les mers pontiques peu profondes, qui sont approximativement de la même époque. Déjà avant la formation de la chaîne alpine, dans les régions encore basses de l'Europe occidentale, les ancêtres de deux espèces d'écrevisses d'eau douce vivaient dans des aires séparées. C'est de ces deux espèces que sont issues les deux écrevisses actuelles *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius* et *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes*. Une partie seulement de ces populations fut anéantie lors des glaciations du Pléistocène. D'autres survécurent dans des refuges particuliers et constituèrent la base de la population actuelle de haute montagne. D'autre part, une nouvelle espèce, *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp., a été découverte au Tessin. La présence en Suisse de l'écrevisse *Astacus astacus*, est dûe à une introduction postérieure par l'homme.

Summary

The crayfishes of western Europe have marine ancestors (base groups), which are supposed to have inhabited the tertiary seas west and south of the Europe of that time. The Astacidae of eastern Europe descend probably from ancestors inhabiting the pontic shallow seas at the same time. Already before the origin of alpine chain, the ancestors of two crayfish-species inhabited in separate areas the lowlands of Europe. From these two species descended *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius* and *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes*. The pleistocene glaciations destroyed only one part of these populations. The other part survived in refuges up to the end of the glacial period and then settled in the higher mountains. A new species, *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp., is described from Tessin. The populations of *Astacus astacus* in Switzerland descend from specimens introduced by man.

SCHRIFTEN

Alvarez, R. Z. 1968. *Crustaceos decápodos ibéricos*. Invest. pesquera 32: 1-510, Abb. 1-164.

Bacescu, M. C. 1967. *Fauna Republicii socialiste România* 4 (9): 1-351, Abb. 1-141, Taf. 1.

BANARESCU, P. 1971. *Competition on the fresh-water Faunas.* Rev. Roum. Biol. (Zool.) 16 (3): 153-164.

BECK, P. 1926. *Eine Karte der letzten Vergletscherung der Schweizeralpen.* Mitt. naturwiss. Ges. Thun 1: 1-53, Taf. I.

BESUCHET, C. 1968. *Répartition des insectes en Suisse, influence des glaciations.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 41: 337-340.

BOTT, R. 1950. *Die Flußkrebse Europas.* Abh. senckenberg. naturf. Ges. 483: 1-36, Taf. 1-6, Abb. 1-25.

CARL, J. 1917. *La répartition des écrevisses en Suisse.* Arch. Sci. nat. Genève 44: 476-480.

— 1917. *L'Ecrevisse dans le canton de Vaud.* Manuskript.

— 1917. *Ecrevisses (Tagebuch).* Manuskript.

— 1920. *Décapodes (Ecrevisses).* Cat. invertébrés de la Suisse 12: 1-34.

FREI, E. 1912. *Über die Ausbreitung der Diluvialgletscher der Schweiz.* Beitr. geol. Karte Schweiz, N.F. Lief. 41: 41-59, Taf. V.

GAMS, H. 1936. *Der Einfluß der Eiszeiten auf die Lebewelt der Alpen.* Jb. Verein Schutz Alpenpfl. u. tiere 8: 7-29.

— 1938. *Die nacheiszeitliche Geschichte der Alpenflora.* Jb. Verein Schutz Alpenpfl. u. tiere 10: 9-34.

HUNGER, R. 1970. *Tertiär.* In: *Die Entwickungsgeschichte der Erde.* Brockhaus, *Taschenbuch der Geologie* 2: 336-550.

JANETSCHEK, H. 1956. *Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere.* Öst. zool. Z. 6: 421-512.

KARAMAN, M. 1961. *Die Süßwasserkrebse Jugoslawiens.* Publ. yugosl. Ass. Advancement fresh water Fisheries 3: 1-33 [in Jugoslawisch].

— 1962. *Ein Beitrag zur Systematik der Astacidae.* Crustaceana 3 (3): 174-191.

— 1963. *Studie der Astacidae.* Hydrobiologia 22: 111-132.

KARAMAN, S. 1929. *Die Potamobiidae Jugoslawiens.* Glasnik Zemalj. Muz. Sarajevo 41: 147-150.

KLEBELSBERG, R. 1948-1949. *Handbuch der Gletscherkunde*, 2 Bände, Wien.

KOSSMAT, F. 1908. *Paläogeographie.* Sammlung Göschen, Leipzig.

LAURENT, P. et M. SUSCILLON. 1962. *Les Ecrevisses en France.* Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 335-395.

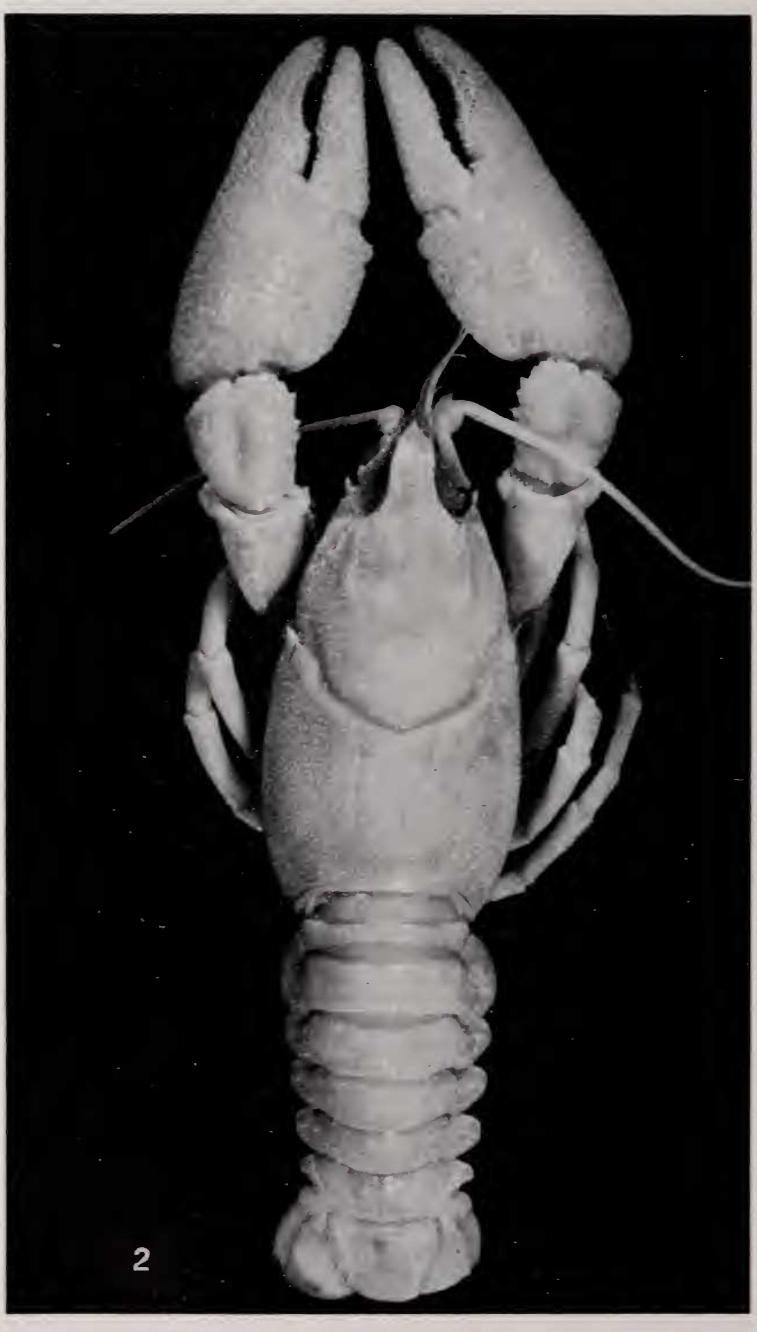
LEREBOULLET, A. 1858. *Description de deux nouvelles espèces d'écrevisses.* Mém. Soc. Sci. nat. Strasbourg 5: 1-11.

MERXMÜLLER, H. 1952-54. *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen.* Jb. Verein Schutz Alpenpfl. u. tiere 17: 96-133; 18: 135-158; 19: 97-139.

MORTENSEN, H. 1952. Erdkunde 6: 145.

SCHRANK, F. 1803. *Fauna Boica. Durchgedachte Geschichte der in Bayern einheimischen und zahmen Tiere.* Landshut.

Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius (Schrank), ♂, Schweiz, Zug, Lorze bei Unterägeri.



Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes (Lereboullet), ♂, Schweiz, Waadt, L'Orbe bei Le Brassus.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus (Faxon), ♂, Tessin, Origlio-See bei Lugano. (Aufnahmen: E. Haupt).

Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri n. sp., ♂, Holotypus, Tessin, Maggia-Tal, Roggio di Gordevio.